

Revisión bibliográfica

## **Análisis de la interacción genotipo ambiente en el cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.)**

Yarisyen Márquez-Vasallo<sup>1\*</sup>

Jorge Luis Salomón-Díaz<sup>1</sup>

Rosa Acosta-Roca<sup>1</sup>

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32700

\*Autor para correspondencia. [yarisyen@inca.edu.cu](mailto:yarisyen@inca.edu.cu)

### **RESUMEN**

El estudio de la interacción genotipo ambiente es uno de los factores determinantes en la selección y recomendación de cultivares, lo que permite incrementar la eficiencia del mejoramiento genético. Con el objetivo de resaltar la importancia del análisis de dicha interacción en la última etapa del mejoramiento genético en el cultivo de la papa, se realizó esta revisión bibliográfica, donde se plasman aspectos esenciales acerca del cultivo tales como su clasificación taxonómica, principales características morfológicas y genéticas, así como elementos a tener en cuenta para el mejoramiento genético y análisis de la interacción genotipo ambiente en dicho cultivo. Se concluye que conocer la magnitud de la interacción para un cultivar en ambientes puntuales de forma previa, permite identificar genotipos más estables o con mejor adaptación específica a la hora de realizar la selección y recomendación del cultivar en la etapa final del mejoramiento genético.

**Palabras clave:** mejoramiento genético, adaptación, estabilidad, selección

Recibido: 30/10/2018

Aceptado: 19/12/2019

## INTRODUCCIÓN

*Solanum tuberosum* L. (Familia Solanaceae, Sección Petota) <sup>(1,2)</sup> proviene de las especies silvestres encontradas al norte del Lago Titicaca, sur del Perú actual <sup>(3)</sup>. Es uno de los cultivos alimenticios más importantes difundidos a nivel mundial <sup>(4)</sup>. En cuanto a producción e importancia alimenticia la papa ocupa el cuarto lugar después del arroz, el trigo y el maíz <sup>(5)</sup>. La producción anual mundial es aproximadamente de 377 millones de toneladas y cubre alrededor de 19 millones de hectáreas para un rendimiento promedio de 19,5  $\text{tha}^{-1}$  <sup>(6)</sup>. La necesidad de satisfacer la demanda de los alimentos a nivel mundial es cada día mayor, en ese sentido, el uso del mejoramiento genético de los cultivos se hace imprescindible y se torna como una alternativa para lograr las demandas productivas <sup>(7)</sup>.

En Cuba, la papa ocupa el primer lugar entre las raíces y tubérculos y se plantan cada año alrededor de 6'600 ha en seis provincias (Artemisa, Mayabeque, Matanzas, Cienfuegos, Villa Clara y Ciego de Ávila) con un rendimiento medio entre 18 y 25  $\text{t ha}^{-1}$  y una producción anual entre 200 000 y 300 000 t. Por las grandes extensiones de siembra y por las preferencias de los consumidores hacia el cultivo, el mismo es considerado como uno de los de mayor importancia alimenticia <sup>(8)</sup>.

En la etapa final del mejoramiento genético, el estudio de la interacción Genotipo x Ambiente es un tema de relevancia, ya que es uno de los factores determinantes en la selección y recomendación de cultivares <sup>(9)</sup>.

La interacción Genotipo x Ambiente resalta la importancia del efecto ambiental en la adaptación y el comportamiento varietal. Su estudio ayuda a incrementar la eficiencia de la mejora <sup>(10)</sup>.

Conocer la magnitud de la interacción Genotipo X Ambiente permite evaluar la estabilidad de los cultivares en la gama de ambientes en que se quiere introducir, así como los potenciales productivos y limitaciones de estos en las localidades <sup>(11)</sup>.

Basado en lo anteriormente expuesto, el objetivo de este trabajo es profundizar en algunos aspectos de la interacción genotipo ambiente en el mejoramiento genético del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.).

## Biología de la Papa

### Clasificación taxonómica y características morfológicas de la papa

La papa (*Solanum tuberosum* L), como muestra la Tabla 1, pertenece a la familia Solanaceae. Es una planta herbácea, dicotiledónea, provista de un sistema aéreo y otro subterráneo de naturaleza rizomatosa del cual se originan los tubérculos <sup>(12)</sup>. La planta de papa según las variedades presenta un crecimiento erecto o semierecto. Los tubérculos son tallos modificados y constituyen los órganos de reserva de la planta; varían en tamaño, forma y color de la piel y masa. Las yemas u ojos del tubérculo maduro permanecen latentes (dormancia) hasta que desarrollan un estolón de donde se origina una nueva planta. Las hojas son compuestas y la flor es bisexual. El fruto maduro es una baya generalmente de color verde oscuro y contiene las semillas, denominadas semillas botánicas, para diferenciarlas del tubérculo-semilla <sup>(13)</sup>.

**Tabla 1.** Clasificación taxonómica de *Solanum tuberosum* L. (Modificado de <sup>(1,2)</sup>)

<b>Reino</b>	Plantae
<b>División</b>	Magnoliophyta
<b>Clase</b>	Magnoliopsida
<b>Subclase</b>	Asteridae
<b>Familia</b>	Solanaceae
<b>Género</b>	Solanum
<b>Subgénero</b>	Potatoe
<b>Sección</b>	Petota
<b>Serie</b>	Tuberosa

### Características genéticas de la papa

La papa cultivada *S. tuberosum* ssp *tuberosum*, así como *S. tuberosum* ssp *andigena* son autotetraploides ( $2n=4x=48$  cromosomas). De este modo la transmisión de los atributos de padres a hijos involucra una herencia tetrasómica, donde los cromosomas segregan y sesgan los estimados de ligamientos. Un autotetraploide tiene cuatro juegos de cromosomas homólogos con un par de alelos: A (dominante) y a (recesivo), situados en un *locus* a lo largo del cromosoma; se pueden formar tres clases de gametos después de la meiosis: AA, Aa y aa siendo los mismos diploides <sup>(14,15)</sup>. Después de la fertilización es posible obtener cinco tipos diferentes de genotipos con estos dos alelos: cuadrúpicos (AAAA), trípicos (AAAa),

dúpliques (AAaa), símplies (Aaaa) y nulípliques (aaaa). Por lo anteriormente explicado está claro que por la herencia tetrasómica se puede esperar en la progenie que la mayor proporción de fenotipos presente el gen dominante mientras que una pequeña proporción sería de genotipos aaaa <sup>(15)</sup>.

La diversidad de un *loc* itetraploide resulta un máximo de heterocigocidad con seis interacciones de dominancia de primer orden, cuatro de segundo orden y una de tercer orden. Un *loci* trialélico tiene tres interacciones de primer orden, dos de segundo orden, mientras que un *loci* dialélico presenta solo una interacción de primer orden y un monoalélico no presenta interacciones intra *locus* <sup>(16)</sup>.

Los diploides ( $2n=2x= 24$  cromosomas) comprenden la mayoría de especies silvestres cultivadas, indicando una herencia disómica. De este modo el estudio de la herencia y la combinación de genes específicos es más fácil que la anterior, por tanto, el mejoramiento de poblaciones es más eficiente, pero se espera un mayor rendimiento y adaptabilidad al nivel tetraploide <sup>(17)</sup>.

Un fenotipo tiene características medibles por individuos en una población. Algunos rasgos es sabido que están heredados de una forma Mendeliana. Esto significa que ellos no están relativamente afectados por el ambiente, son heredados por segregación de alelos por un simple *locus*. Ellos son simples genes cuyo fenotipo puede ser dado en un número pequeño de formas discretas. En un organismo diploide un *locus* simple puede ser representado por iguales o diferentes alelos llamados homocigóticos y los heterocigóticos. Ejemplos: El *locus* P con dos alelos P y p, los genotipos PP y pp son homocigóticos, los genotipos heterocigóticos producen dos tipos de gametos P y p en igual proporción debido a la segregación meiótica (Tabla 2) <sup>(18)</sup>.

**Tabla 2.** Gametos producidos por genotipos diploides

Genotipos diploides	Gametos	Genotipos
PP	todos (P)	Homocigótico
Pp	todos (p)	Homocigótico
Pp	(P) y (p)	Heterocigótico

En el caso de la Dominancia Completa, el alelo recesivo puede expresarse solamente en estado homocigótico. El alelo dominante se expresa tanto en el estado homocigótico como

en el heterocigótico, por tanto, cada genotipo tendrá su fenotipo según lo antes planteado. Con tres genotipos, seis diferentes combinaciones pueden realizarse <sup>(18)</sup>.

La herencia tetrasómica presenta ventajas y desventajas para el mejoramiento genético sobre la herencia disómica. De acuerdo con la teoría actualmente aceptada de heterosis en papa, las interacciones dentro y entre *locus* son muy importantes para la determinación del rendimiento <sup>(19)</sup>.

En diploides el número máximo de alelos diferentes por *locus* es de dos y solo es posible una interacción interalélica  $A_1A_2$ , o sea, una sola forma heterogénea, mientras que en un tetraploide polisómico, con un número máximo posible de cuatro alelos diferentes por *locus* pueden existir 11 interacciones por *locus* <sup>(20)</sup>.

Las interacciones pueden ser tetralélica ( $A_1, A_2, A_3$  y  $A_4$ ); trialélica ( $A_1A_1, A_2$  y  $A_3$ ); dialélica ( $A_1A_1A_2A_2, A_1A_1A_1A_2$ ) o monoalélica ( $A_1A_1A_1A_1$ ). El nivel tetrasómico se considera de mayor productividad que el nivel disómico, pues alberga mayor diversidad genética por *locus*, por tanto tendrá mayores posibilidades de respuestas heteróticas <sup>(21)</sup>.

Datos experimentales obtenidos en papa y en otros tetraploides tetrasómicos naturales (alfalfa) e inducidos (maíz y centeno autotetraploides), sustentan que la teoría de la herencia tetrasómica es más compleja que la herencia disómica. Por ello, para realizar cualquier estudio genético se requieren numerosas progenies. Por ejemplo, si se considera un *locus* con dos alelos, A y a. En un diploide son posibles tres genotipos: AA, Aa y aa, en contraste, en un tetraploide son posibles cinco genotipos: AAAA (cuadrupeplo), AAAa (triplexo), AAaa (duplexo), Aaaa (simplexo) y aaaa (nuliplexo). En consecuencia, la segregación en diploides puede ocurrir como resultado del apareamiento de un solo genotipo, Aa, mientras que en tetraploides puede ocurrir por el apareamiento de tres genotipos, AAAa, AAaa, Aaaa <sup>(22)</sup>.

Cuando se autofecunda un individuo heterocigoto para un *locus*, la probabilidad de obtener descendientes homocigotos recesivos es de  $\frac{1}{4}$  en diploides y de  $\frac{1}{36}$  en tetraploides duplexos. En adición, fenómenos como la dominancia incompleta y la doble reducción pueden aumentar la complejidad de la herencia tetrasómica en comparación con la disómica. Esta complejidad puede ser un verdadero obstáculo cuando se desea recuperar en la descendencia determinados genotipos recombinantes, especialmente para caracteres controlados por polígenes, como rendimiento o resistencia a algunas enfermedades <sup>(22)</sup>.

## **Mejoramiento genético de la papa**

El plan de mejoramiento óptimo es aquel capaz de capitalizar al máximo las posibilidades que ofrece la especie que se ha de mejorar <sup>(23)</sup>. La manipulación genética bien dirigida ha abierto las puertas para explotar mucho más rápidamente (pocas generaciones) los grandes atributos de las especies silvestres <sup>(24)</sup>.

El mejoramiento genético vegetal puede contribuir mejorando el grado de sostenibilidad de los sistemas agropecuarios de producción, mediante el desarrollo de genotipos adaptados a nuevos requerimientos ambientales y nuevas demandas del mercado de consumo <sup>(25)</sup>.

El objetivo central de cualquier programa de mejoramiento de un cultivo de importancia económica, es la liberación de cultivares más productivos, resistentes a las más disímiles condiciones de explotación comercial <sup>(26)</sup>.

El progreso del mejoramiento depende de los sistemas genéticos y los métodos de selección disponibles, cuando las características son heredadas en un gen dominante en simple dosis y cuando la presencia de tales genes resulta una completa protección a una enfermedad o en una clara reacción definidas, o al contrario si esta protección o clara reacción de la planta no existe o en ausencia del gen, el progreso en el mejoramiento puede hacerse rápidamente. El proceso en el mejoramiento es mucho más lento cuando el sistema genético es poligénico y la reacción de las plantas es intermedia <sup>(27)</sup>.

En la actualidad, en muchos países se trabaja en el mejoramiento de la papa teniendo como vía fundamental la tradicional y a su vez se trabaja e investiga en nuevas formas que hagan más seguro y dinámico dicho trabajo <sup>(28)</sup>.

Generar cultivares de papa que satisfagan la demanda de los agricultores, comerciantes, industriales y consumidores en general y que tengan atributos de precocidad, mayor rendimiento, calidad culinaria y con resistencia a los principales factores bióticos y abióticos que afectan la papa, son los objetivos más importantes del mejoramiento genético de la papa <sup>(5)</sup>.

El hecho de que la papa sea autotetraploide y que el ambiente tenga un fuerte efecto sobre su desarrollo, hace muy difícil determinar la herencia de muchos de sus caracteres. Algunas características están determinadas por un solo gen dominante, mientras que otras están regidas por un sistema poligénico <sup>(4)</sup>.

## **Interacción genotipo-ambiente**

El estudio de la interacción genotipo-ambiente (IGA) es un tema de relevancia en la etapa final del mejoramiento genético, siendo uno de los factores determinantes en la selección y recomendación de cultivares <sup>(9)</sup>.

En esta última etapa se trabaja generalmente dentro de varios ambientes, existiendo diferencias experimentales donde la llamada IGA es un componente importante de la variabilidad fenotípica <sup>(29)</sup> y determina un comportamiento diferenciado de los genotipos <sup>(30)</sup>. Cuando la contribución del ambiente representa una elevada proporción del valor fenotípico el efecto de la selección se reduce y el progreso del mejoramiento es lento, disminuyendo la correlación entre el fenotipo y el genotipo <sup>(31)</sup>.

De esta manera, la IGA se puede definir como el comportamiento relativo diferencial que muestran los genotipos cuando se les somete a diferentes ambientes; o expresado en otros términos, es la incapacidad de un genotipo para responder similarmente cuando se le siembra en diferentes ambientes, esta interacción reduce la asociación entre los valores genotípicos y fenotípicos y obliga a los fitomejoradores a considerar la estabilidad o adaptabilidad de los materiales <sup>(32)</sup>. La IGA es una característica que se evaluará en los genotipos sobresalientes con el propósito de seleccionar aquellos con una menor interacción en la región de interés y cuya respuesta en rendimiento se incremente conforme mejoran las condiciones <sup>(33)</sup>.

Por lo tanto, para la determinación de la IGA, los genotipos deben ser evaluados en diferentes localidades, años e incluso épocas <sup>(34)</sup>.

El término “localidad” indica variación espacial, mientras que ambiente es un término general que incluye todas las condiciones bajo las cuales crecen las plantas, y puede englobar lugares, años, prácticas de manejo o una combinación de estos factores. Comúnmente cada lugar/año es considerado un ambiente separado. La IGA hace ver la importancia del efecto ambiental en la adaptación y el comportamiento varietal. Su estudio ayuda a incrementar la eficiencia de la mejora. Es importante que los ensayos cubran un rango representativo de condiciones ambientales (variación espacial y temporal) para determinar las respuestas genotípicas <sup>(10)</sup>.

Para evaluar el comportamiento agronómico de los cultivares generados es necesario medir la estabilidad relativa de los genotipos sometidos a la totalidad de ambientes predominantes en una región potencial de adaptación. Además, se deben integrar los conceptos de

adaptabilidad y estabilidad para definir el comportamiento de genotipos evaluados a través de ambientes contrastantes <sup>(35)</sup>.

Estos dos términos son de gran importancia cuando se aborda este tema. En primer lugar la estabilidad se define como el comportamiento uniforme y predecible a través del tiempo (semestres o años) o prácticas agronómicas de un determinado genotipo en una determinada localidad <sup>(32)</sup>, o en otras palabras se refiere a la capacidad de los genotipos de mostrar un comportamiento altamente previsible en función del estímulo ambiental <sup>(35)</sup>. En segundo lugar, la adaptabilidad es el comportamiento uniforme y predecible de un determinado genotipo a través de distintas localidades <sup>(32)</sup>, o la capacidad de los genotipos de aprovechar ventajosamente los estímulos del ambiente <sup>(35)</sup>. Otros investigadores utilizan los términos como sinónimos <sup>(32)</sup>.

Conocer la magnitud de la IGA permite evaluar la estabilidad de los cultivares en la gama de ambientes en que se quieren introducir y también los potenciales productivos y limitaciones de estos en las localidades <sup>(11)</sup>.

En Cuba, se ha discutido la importancia de dicha interacción en diferentes cultivos <sup>(36,29,37)</sup>, por lo que actualmente es usual en el proceso selectivo y se ha replicado en sus dos sentidos principales: espacial y temporal; sin embargo, esto siempre es limitado por los problemas de costo y operatividad al ejecutarlo centralizadamente por los centros de investigación <sup>(30)</sup>.

En el caso de la papa que básicamente su reproducción es asexual (muchos individuos con el mismo genotipo (clones) pueden ser producidos y plantados) se pueden observar efectos en diferentes condiciones ambientales, observándose efectos marcados del ambiente sobre la expresión fenotípica de estos, debiéndose trabajar para disminuir el efecto ambiental mediante el uso de diseños experimentales apropiados <sup>(28)</sup>.

Existen diversas metodologías que se utilizan para determinar la IGA, incluyendo métodos univariados y multivariados <sup>(38)</sup>. Tomando en cuenta los términos de estabilidad y adaptabilidad como sinónimos, existen las metodologías basadas en análisis de varianza, para estas, se han propuesto varios métodos, pero siempre con alguna dificultad <sup>(32)</sup>. Sin embargo, Wrike en 1962 propuso el método de ecovalencia <sup>(32,28)</sup> basándose en las IGA, las que se distribuyen entre los genotipos: los que tengan baja participación en el valor de las IGA se consideran estables y con una ecovalencia pequeña, lo contrario para los que tengan gran participación <sup>(32)</sup>. También están las metodologías basadas en la regresión.

Dentro de estas se incluye el método propuesto por Finlay y Wilkinson en 1963 <sup>(32,28)</sup>, donde se realiza un análisis de regresión del rendimiento de cada variedad sobre el índice ambiental de cada localidad, con el fin de estimar la estabilidad de los genotipos. En 1966, Eberhart y Russell modificaron esta propuesta incorporando las desviaciones respecto a la línea de regresión como un segundo criterio de estabilidad <sup>(32)</sup>. Este es también conocido como el método de estabilidad <sup>(28)</sup>. El mejorador de plantas busca variedades de alto rendimiento, con un coeficiente de regresión cercano a 1 y desviaciones de la regresión tan pequeñas como sea posible <sup>(32)</sup>.

Sin embargo, en la actualidad, los métodos multivariados son herramientas muy útiles para el análisis de datos y especialmente en el mejoramiento <sup>(28)</sup>. Uno de los métodos multivariados más utilizados es el método de Efectos Aditivos Principales e Interacciones Multiplicativas (AMMI, por sus siglas en inglés), ya que se considera que los efectos de los genotipos y el ambiente son aditivos y lineales, lo que le permite su estudio por procedimientos de análisis de varianza, mientras que la IGA tiene efectos multiplicativos que pueden ser explicados a través del análisis por componentes principales (ACP) <sup>(39)</sup>.

Estos modelos tienen como objetivo explicar la interacción asociada a un ANOVA bifactorial, a partir de una representación simultánea de filas (genotipos) y columnas (ambientes) y dan la posibilidad de estudiar el grado de estabilidad de los genotipos, al ser probados en diferentes ambientes <sup>(40)</sup>.

Además, puede ser útil para la identificación de genotipos de alta productividad y adaptabilidad, zonificación de los cultivos con fines de recomendación regional y selección de localidades de evaluación <sup>(41)</sup>.

También, son efectivos para varios propósitos como la comprensión de la interacción genotipo-ambiente, lo que incluye la clasificación de los ambientes, el mejoramiento de la precisión en el rendimiento estimado, lo cual incrementa la probabilidad de éxito de selección de genotipos con altos rendimientos, estimar datos faltantes, incremento de la flexibilidad y eficiencia de los diseños experimentales <sup>(42)</sup>.

Este método permite representar los resultados a partir del modelo Biplot, a partir de la descomposición de la interacción genotipo-ambiente en valores y vectores posibilitando representaciones simultáneas de individuos y variables, donde las variables pueden ser años, localidades o ambas a la vez, y de esta forma se pueden identificar los genotipos

más estables <sup>(43)</sup>. De esta manera se van a unir en un plano bidimensional los marcadores de genotipos y ambientes. Para obtener los llamados “marcadores” es necesario multiplicar el valor singular  $\lambda$  a los resultados de los vectores de genotipo ( $u_g$ ) y/o el ambiente ( $v_e$ ) <sup>(44)</sup>.

El modelo Biplot es una herramienta que ha incrementado su popularidad entre los mejoradores de plantas y otros investigadores agrícolas y es muy utilizada en la evaluación de cultivares y en la investigación de mega-ambientes, pues permite examinar mediante la IGA, la capacidad de discriminar y la representatividad de los ambientes de prueba, como una medida conveniente de definir mega-ambientes homogéneos <sup>(45)</sup>. Mega-ambiente es el conjunto de ambientes donde algunos cultivares se desempeñen de forma similar y diferente a la respuesta obtenida en otros ambientes o conjuntos de ambientes <sup>(42)</sup>.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) ha sido la técnica estadística multivariada de más amplio uso en la clasificación de ambientes, por su capacidad de reducción de las variables originales suficientemente bien correlacionadas en unos pocos factores o componentes no correlacionados, capaces de explicar, en gran medida, la variabilidad de la muestra original <sup>(46)</sup>.

En el ACP los valores de los ejes describen los patrones de respuesta de los genotipos, por medio de un índice de sensibilidad, los valores positivos describen los genotipos con mejor comportamiento en ambientes de alto rendimiento, y lo contrario ocurre con los puntajes negativos. Un valor de cero o próximo a éste corresponde a un genotipo con sensibilidad media. Cuando en el ACP un genotipo presenta un valor próximo a cero, la interacción es pequeña; cuando ambos valores del ACP tienen el mismo signo, su interacción es positiva; si son diferentes es negativa <sup>(47)</sup>.

## CONCLUSIONES

Conocer la magnitud de la interacción Genotipo X Ambiente para un cultivar en ambientes específicos de forma previa, permite identificar genotipos más estables o con mejor adaptación específica a la hora de realizar la selección y recomendación del cultivar en la etapa final del mejoramiento genético. Además, su conocimiento, proporciona herramientas para aumentar el rendimiento de las campañas de siembra del cultivo, pues se pueden explotar de manera más eficiente las localidades donde se presentó mayor estabilidad o adaptación en dependencia del objetivo que se persiga.

## BIBLIOGRAFÍA

1. García LF. Selección de clones de papa (*Solanum tuberosum* L.) por sus características agronómicas. [Internet] [Tesis de Diploma]. [México]: Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro; 2008 [cited 20/03/2018]. 55 p. Available from: [https://scholar.google.com/scholar?hl=es&as\\_sdt=0%2C5&q=Selecci%C3%B3n+de+clones+de+papa+%28Solanum+tuberosum+L.%29+por+sus+caracter%C3%ADsticas+agron%C3%B3micas+2008&btnG=](https://scholar.google.com/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=Selecci%C3%B3n+de+clones+de+papa+%28Solanum+tuberosum+L.%29+por+sus+caracter%C3%ADsticas+agron%C3%B3micas+2008&btnG=)
2. Ortega DE. Evaluación del comportamiento agronómico de genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) con altos contenidos de hierro y zinc en dos localidades de la sierra Ecuatoriana. [Tesis de Diploma]. [Ecuador]: Universidad Central del Ecuador; 2014. 95 p.
3. Morales FJM. Sociedades precolombinas asociadas a la domesticación y cultivo de la papa (*Solanum tuberosum*) en Sudamérica. *Revista Latinoamericana de la papa*. 2007;14(1):1-9.
4. Estrada N. La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa. PRINPA-CID-CIP; 2000. 376 p.
5. Gabriel J. Documento marco: Estrategias y perspectivas del mejoramiento genético de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Bolivia. Bolivia: Fundación para la Promoción e Investigación de Productos Andinos.; 2010.
6. FAO. FAOSTAT [Internet]. 2016 [cited 17/05/2018]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
7. Estévez A, González ME, Castillo JG, Salomón JL. Anita, una nueva variedad cubana de papa. *Cultivos Tropicales*. 2006;27(1):69.
8. MINAG. Instructivo técnico para la producción de papa en Cuba. MINAG; 2017. 61 p.
9. Arreola I. Interacción genotipo-ambiente en melón (*Cucumis melo* L.) para características fisiológicas, rendimiento y calidad de fruto. [Internet] [Tesis de Diploma]. [México]: Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro; 2016 [cited 20/03/2018]. 67 p. Available from: <http://repositorio.uaaan.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/8063/64046%20ARR EOLA%20VENTURA,%20ISRAEL%20%20TESIS.pdf?sequence=1>
10. González M. Interacción genotipo x ambiente en guisante proteaginosos (*Pisum sativum* L.) [Tesis doctoral]. [España]: Universidad de Valladolid; 2001. 299 p.

11. Contreras S, Krarup C. Interacción genotipo por ambiente en cinco cultivares de espárrago (*Asparragus officinalis* L.). Ciencia e Investigación Agraria. 2000;27(3):133–139.
12. Robles A. Factores que limitan la productividad y rentabilidad del cultivo de papa (*Solanum tuberosum* L.) [Tesis de Diploma]. [México]: Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro; 2009. 88 p.
13. Fries AM, Tapia ME. Guía de campo de los cultivos andinos [Internet]. Lima, Perú: FAO, ANPE; 2007 [cited 29 de marzo de 2018]. 209 p. Available from: <http://bibliotecavirtual.minam.gob.pe/biam/bitstream/handle/minam/1703/BIV01474.pdf?sequence=1>
14. Iwanaga M, Freyre R, Watanabe K. Breaking the crossability barriers between disomic tetraploid *Solanum acaule* and tetrasomic tetraploid *S. tuberosum*. Euphytica. 1991;52(3):183-91.
15. Bradshaw JE, Mackay GR. Potato genetics. Cab international; 1994.
16. Werner JE, Peloquin SJ. Significance of allelic diversity and 2n gametes for approaching maximum heterozygosity in 4 x potatoes. Euphytica. 1991;58(1):21-9.
17. Bradshaw JE. Breeding Potato as a Major Staple Crop. In: Breeding Major Food Staples. Blackwell Publishing; 2008.
18. Brown CR, Wrolstad R, Durst R, Yang C-P, Clevidence B. Breeding studies in potatoes containing high concentrations of anthocyanins. American Journal of potato research. 2003;80(4):241-9.
19. Mendoza HA, Haynes FL. Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato. Theoretical and applied Genetics. 1974;45(1):21-5.
20. Mendiburu AO, Camadro E. Uso de haploides en el mejoramiento genético de la papa. In: Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del Cono Sur [Internet]. Perú: CIP; 1990 [cited 29/03/2018]. p. 215. Available from: <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=m4UbWZ-JFu0C&oi=fnd&pg=PA215&dq=Uso+de+haploides+en+el+mejoramiento+gen%C3%A9tico+de+la+papa.&ots=L9zCxjIJtn&sig=YO38II5F9I5V2dDEavfzGXjDn-A>
21. Da Silva JAG, Sobral BWS. Genetics of Polyploids. In: The Impact of Plant Molecular Genetics [Internet]. Boston: Birkhäuser; 1996 [cited 29/03/2018]. p. 3-37. Available from: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-9855-8\\_1](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4615-9855-8_1)

22. Bingham ET. Maximizing heterozygosity in autopolyploids. In: Polyploidy. Springer; 1980. p. 471-89.
23. Camadro EL, Mendiburu AO. Utilización de germoplasma en el mejoramiento de la papa. Revista Latinoamericana de la papa. 1988;1(1):35-43.
24. Gabriel J, Carrasco E, García W, Equise H, Navia O, Torrez R, et al. Experiencias y logros sobre mejoramiento convencional y selección participativa de cultivares de papa en Bolivia. Revista Latinoamericana de la Papa. 2001;12(1):169-92.
25. Camarena F, Chura J, Blas R. Mejoramiento genético y biotecnológico de plantas. Perú: Colección Agrosaber del Banco Agropecuario; 2014.
26. Bernal N, Morales F, Gálvez G, Jorge I. Variedades de caña de azúcar: Uso y manejo. Ciudad de la Habana: Publicaciones IMAGO; 1997. 101 p.
27. Beukema HP, van der Zaag D. Introduction to potato production. Pudoc Wageningen; 1990.
28. González M, Estevez A, Castillo JG, Salomón JL, Varela M, Ortiz U, et al. Análisis de la estabilidad genotípica en el cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.) mediante las representaciones biplots. Cultivos Tropicales. 2003;24(1):81-84.
29. Gálvez G, Ortiz R, Espinosa R. Estudio de la interacción genotipo-ambiente en experimentos de variedades de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) en dos localidades del occidente de Cuba. Comportamiento de dos métodos de estabilidad. Caña de Azúcar. 1979;1(1-2):6-9.
30. Ortiz R, Ponce M, Ríos H, Verde G, Acosta R, Miranda S, et al. Effectiveness of field experimentation on bean varietal microlocation and evaluation of genotype-environment interaction. Cultivos Tropicales. 2003;24(4):92-7.
31. Comstock RE, Moll RH. Genotype-environment interactions. In: Statistical Genetics and Plant Breeding [Internet]. 1963 [cited 20/03/2018]. p. 623. Available from: [https://books.google.com/books/about/Statistical\\_Genetics\\_and\\_Plant\\_Breeding.html?hl=es&id=tTErAAAAYAAJ](https://books.google.com/books/about/Statistical_Genetics_and_Plant_Breeding.html?hl=es&id=tTErAAAAYAAJ)
32. Vallejo CFA, Estrada SEI. Mejoramiento genético de plantas. Universidad Nacional de Colombia- Sede Palmira; 2002. 402 p.

33. Parga VM, Zamora VM, González VM, García SJ, Villavicencio EE. Interacción genotipo por ambiente en clones de papa bajo riego en el noreste de México. *Agricultura Técnica en México*. 2005;31(1):55-64.
34. Wissar R. Parámetros de estabilidad fenotípica. Curso de manejo de Germoplasma de papa. Centro Internacional de la Papa: Lima-Perú. 1994.
35. Gordón R, Camargo I, Franco J, González A. Evaluación de la adaptabilidad y estabilidad de 14 híbridos de maíz, Azuero, Panamá. *Agronomía Mesoamericana*. 2006;17(2).
36. Cornide MT, Montes S. Análisis de la interacción genotipo-ambiente: componentes de la varianza y estabilidad de la cosecha en líneas de café seleccionadas en Cuba. *Cultivos Tropicales*. 1979;1(1):131-41.
37. Estevez A. Estudio de la interacción genotipo ambiente y métodos de estabilidad en experimentos de variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) [Internet] [Tesis de Doctorado]. [Cuba]: INCA; 1981 [cited 20/03/2018]. Available from: <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=ctrop.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=001557>
38. Rea R, De Sousa O. Genotype x environment interactions in sugarcane yield trials in the central-western region of Venezuela. *Interciencia*. 2002;27(11):620-4.
39. González T, Monteverde E, Marín C, Madriz I, Petra M. Comparación de tres métodos para estimar estabilidad del rendimiento en nueve variedades de algodón. *Interciencia*. 2007;32(5):344-8.
40. Varela M, Castillo JG. Modelos con término multiplicativo. Aplicación en el análisis de la interacción genotipo ambiente. *Cultivos Tropicales*. 2005;26(3):71-5.
41. Roa S, Barboza C, Zambrano A. Estabilidad del rendimiento de variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) para procesamiento industrial en el estado Táchira, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*. 2010;27(2).
42. Gauch HG, Zobel R. Identifying mega-environments and targeting genotypes. *Crop Science*. 1997;37:311-26.
43. van Eeuwijk FA, Kroonenberg PM. Multiplicative models for interaction in three-way ANOVA, with applications to plant breeding. *Biometrics*. 1998;1315-33.
44. Gauch HG, Piepho H-P, Annicchiarico P. Statistical Analysis of Yield Trials by AMMI and GGE: Further Considerations. *Crop Science*. 2008;48:866-89.